

祝友朋, 韩长志. 不同营养类型植物病原真菌次生代谢产物合成基因簇的差异性研究[J]. 华中农业大学学报, 2020, 39(6): 37-43.

DOI: 10.13300/j.cnki.hnlkxb.2020.06.006

不同营养类型植物病原真菌次生代谢产物 合成基因簇的差异性研究

祝友朋, 韩长志

西南林业大学生物多样性保护学院/云南省森林灾害预警与控制重点实验室, 昆明 650224

摘要 选择全基因组序列已经公布的 22 种真菌为研究对象, 利用 antiSMASH 数据库对不同营养类型真菌的次生代谢产物合成基因簇进行注释, 以期发现不同营养类型植物病原真菌在侵染植物过程中次生代谢产物所发挥的作用及合成基因簇的差异性。结果表明: 半活体营养型真菌和死体营养型真菌中次生代谢产物合成基因簇的种类和数量都高于活体营养型真菌; 进一步对非核糖体肽合成酶(NRPS)、聚酮合酶(PKS)、萜烯(terpene)三大类次生代谢产物合成基因簇进行分析, 发现半活体营养型和死体营养型病原菌中 NRPS 基因簇、PKS 基因簇和萜烯基因簇的数量也都高于活体营养型病原菌。

关键词 植物病原真菌; 营养类型; 次生代谢产物合成基因簇; 免疫防卫反应

中图分类号 S 435.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2020)06-0037-07

微生物中次生代谢产物的种类是由次生代谢合成基因簇决定的, 次生代谢产物一般具有抗菌、免疫抑制、产生毒素、降低致病性等多种生物活性^[1], 其作为人类疾病药剂及农林业植物病虫害药剂开发的重要来源, 在医学和农业生产中发挥着重要作用。目前, 国内外学者关于真菌次生代谢产物合成基因簇的研究主要集中在次生代谢产物挖掘^[2]、次生代谢产物合成基因的筛选鉴定及其克隆^[3]、聚酮合酶^[4-5]和非核糖体肽合成酶^[6-7]的作用等方面。关于细菌次生代谢产物合成基因簇的研究主要是利用 antiSMASH 数据库(antibiotics & secondary metabolite analysis shell)对 635 个细菌的次级代谢产物合成基因簇进行注释, 发现 40 种基因簇中非核糖体肽合成酶(NRPS)、I 型聚酮合酶(T1PKS)、细菌素(bacteriocin)、萜烯(terpene)等 4 种基因簇在所有的细菌门中都存在, 其他的基因簇存在于某个门或 2 个及以上的门中^[8]。植物病原丝状真菌作为侵染植物的重要微生物之一, 其具有的分泌蛋白、碳水化合物活性酶以及次生代谢产物在损害植物免疫防卫反应系统方面发挥着重要的作用^[9]。前期笔者所

在研究室开展了关于植物病原丝状真菌及细菌分泌蛋白、CAZymes 预测及功能解析工作^[10], 然而, 关于不同营养类型真菌中次级代谢产物合成基因簇及不同营养类型真菌与次生代谢产物合成基因簇之间的关系尚不明确。

antiSMASH 数据库中关于微生物的次生代谢合成基因簇的种类共有 59 种, 主要有聚酮合酶(PKS)、terpene 和 NRPS 等^[11]。其中, PKS 能合成聚酮类化合物, 主要有 T1PKS、T2PKS 和 T3PKS, 可用于研制抗生素、抗菌剂等; terpene 是萜类化合物的总称, 具有重要的生物活性, 是进行产物研究和新药开发的重要来源; NRPS 能合成非核糖体肽(non-ribosomal peptides, NRP), 在真菌的生长发育过程中发挥着重要作用, 该蛋白在真菌致病过程中扮演着重要角色, 由多个催化结构域组成的高度模块化的肽合成酶, 包括腺苷酰化结构域(A 结构域)、巯基化结构域(T 结构域)和缩合结构域(C 结构域)等^[12]。前人研究发现, 由苹果斑点落叶病(*Alternaria alternata*)产生的 AM-毒素^[13]、玉米圆斑病菌(*Cochliobolus carbonum*)产生的 HC-毒素^[14]以及

收稿日期: 2020-06-23

基金项目: 国家自然科学基金项目(31960314); 云南省应用基础研究计划项目(2018FG001-028); 云南省研发经费投入补助项目(2016YB462&-2017YB236)

祝友朋, 硕士研究生. 研究方向: 真菌分子生物学. E-mail: 3420204485@qq.com

通信作者: 韩长志, 博士, 副教授. 研究方向: 经济林木病害生物防治与真菌分子生物学. E-mail: hanchangzhi2010@163.com

玉米小斑病菌(*Cochliobolus heterostrophus*)^[15]、水稻胡麻斑病菌(*Cochliobolus miyabeanus*)^[16]、拟南芥黑斑病菌(*Alternaria brassicicola*)^[16]、柑橘褐斑病菌(*Alternaria alternata*)和禾谷镰刀菌(*Fusarium graminearum*)中的 NPS6 基因^[17]以及苹果树腐烂病菌(*Valsa mali*)的 NPS12 基因均与上述病原真菌的致病性有关^[18],在实现 NRP 合成及在真菌生长发育、信号传导及致病等过程中都发挥着重要的作用^[19]。然而,不同营养类型植物病原真菌与不同类型次生代谢产物之间的关系尚不清楚。

本研究选择不同营养类型植物病原真菌开展次生代谢产物合成基因簇的注释工作,利用 antiSMASH 数据库进行注释分析,对比分析 17 种具有不同营养类型的植物病原菌和 5 种腐生营养型真菌的次生代谢产物合成基因簇,以期发现次生代谢产物合成基因簇与不同营养类型植物病原真菌之间的关系,为今后深入研究不同营养类型植物病原菌中次生代谢产物的作用机制及找寻新型药剂作用靶标提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 数据来源

选择植物病原真菌(活体营养型、半活体营养型以及死体营养型)、腐生营养型真菌等 22 种真菌开展次生代谢产物预测分析。包括 4 种活体营养型真菌:玉米黑粉病菌(*Ustilago maydis*)、玉米丝黑穗病菌(*Sporisorium reilianum*)、小麦秆锈病菌(*Puccinia graminis*)、戈洛文白粉菌(*Golovinomyces magnicellulatus*);6 种半活体营养型真菌:小麦叶枯病菌(*Zymoseptoria tritici*)、禾谷镰孢菌(*Fusarium graminearum*)、禾谷炭疽菌(*Colletotrichum graminicola*)、希金斯炭疽菌(*C. higginsianum*)、西瓜炭疽菌(*C. orbiculare*)和假禾谷镰刀菌(*Fusarium pseudograminearum*);7 种死体营养型真菌:玉蜀黍双极蠕孢(*Bipolaris maydis*)、小麦叶斑病菌(*Parastagonospora nodorum*)、核盘菌(*Sclerotinia sclerotiorum*)、大丽轮枝菌(*Verticillium dahliae*)、苜蓿轮枝菌(*Verticillium alfalfae*)、尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)、葡萄孢菌(*Botrytis cinerea*);5 种腐生营养型真菌:酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)、粗糙脉孢霉(*Neurospora crassa*)、构巢曲霉(*Aspergillus nidulans*)、黑曲霉(*Aspergillus niger*)、产黄青霉(*Penicillium*

chrysogenum)。

1.2 不同真菌次生代谢产物合成基因簇差异分析

利用 antiSMASH^[11](<https://fungismash.secondarymetabolites.org/#!/start>)注释不同营养类型真菌的 PKS、NRPS 和 TPS 等基因簇。

1.3 数据分析

采用 Microsoft office Excel 2010 进行数据分析以及 Origin 9.0 作图软件对所获得的数据进行分析。

2 结果与分析

2.1 不同营养类型真菌中次生代谢产物合成基因簇种类对比分析

对 22 种真菌开展次生代谢产物合成基因簇预测分析,结果发现 5 个腐生营养型真菌的次生代谢产物合成基因簇的种类和数量差异较大,其中酿酒酵母仅有 3 个次生代谢产物合成基因簇,分别是 NRPS-like、terpene 和含 β -内酯的蛋白酶抑制剂(β -lactone);黑曲霉具有 12 种共 63 个次生代谢产物合成基因簇(图 1)。同时,在植物病原真菌中,半活体营养型真菌和死体营养型真菌的次生代谢产物合成基因簇的种类和数量都高于活体营养型真菌(图 1):半活体营养类型真菌中次生代谢产物合成基因簇种类有 11~18 种,数量 34~76 个;死体营养类型真菌中次生代谢产物合成基因簇种类有 6~11 种,数量 20~51 个;活体营养类型真菌中次生代谢产物合成基因簇种类有 4~5 种,数量 6~19 个。在半活体营养类型真菌中,次生代谢产物合成基因簇种类和数量最多的是希金斯炭疽菌;在死体营养类型真菌中,次生代谢产物合成基因簇种类最多的是尖孢镰刀菌,数量最多的是玉蜀黍双极蠕孢;在活体营养类型真菌中,次生代谢产物合成基因簇种类和数量最多的是戈洛文白粉菌。

2.2 不同类别次生代谢产物合成基因簇数量对比分析

进一步对不同营养类型真菌中次生代谢产物合成基因簇的数量进行分析,结果显示:22 种真菌中编码次生代谢产物的基因簇类型有单一型和复合型,前者有 10 种,后者有 26 种(图 2)。其中,单一型基因簇存在较多的是 T1PKS、terpene、NRPS 和 NRPS-like 等,在植物病原菌和腐生真菌中都存在

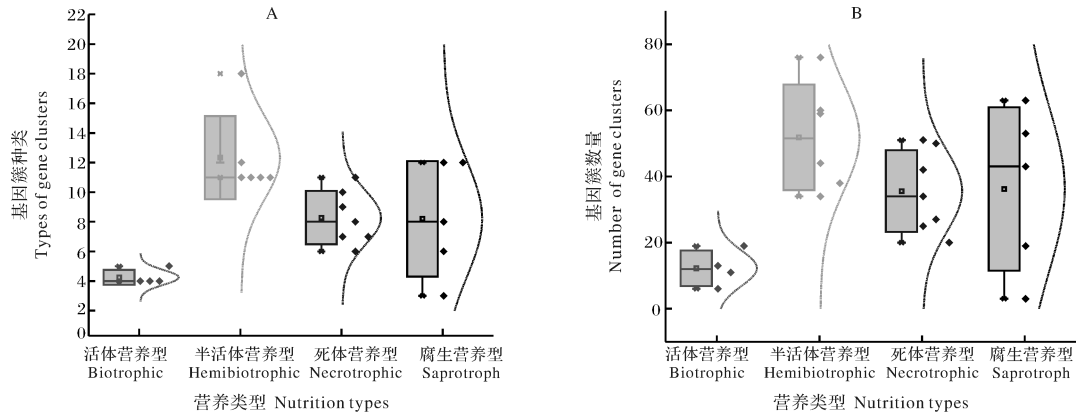
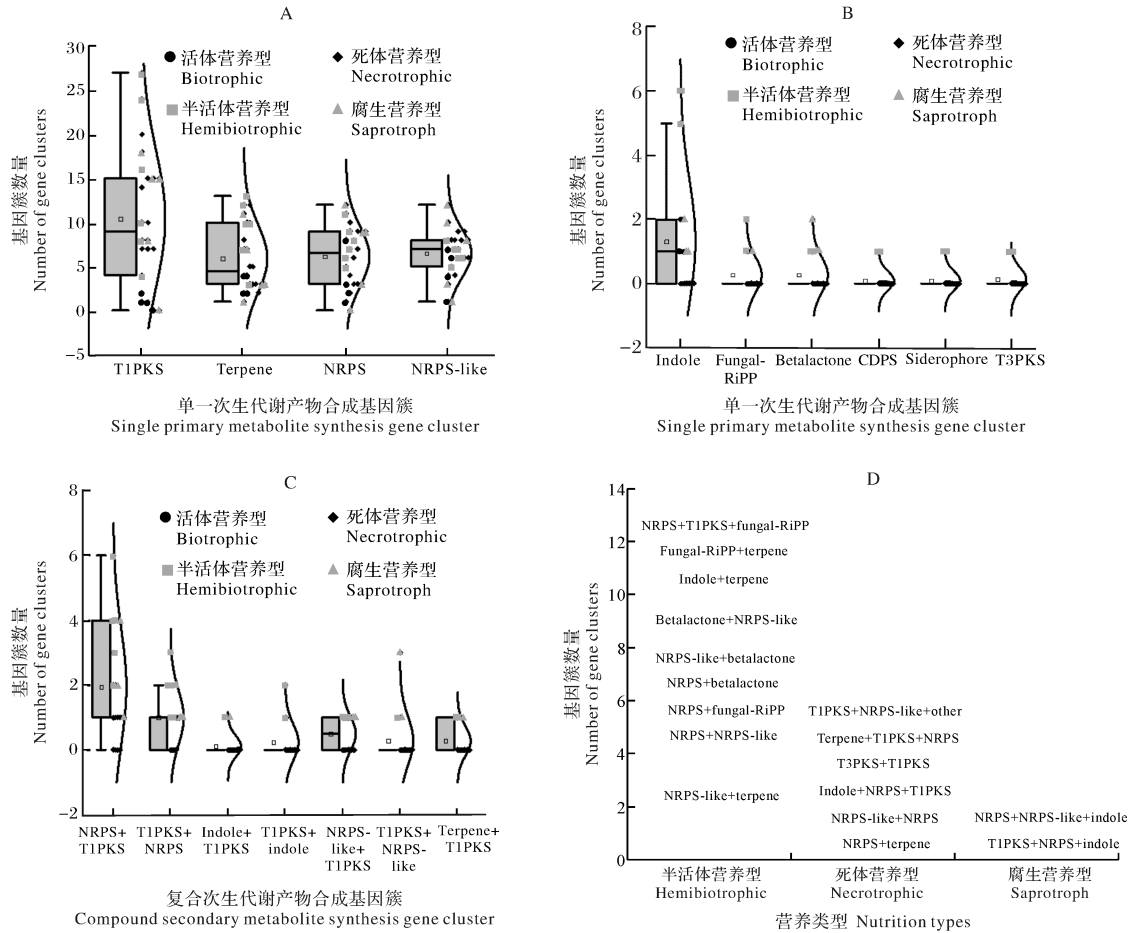


图 1 不同营养类型真菌次生代谢产物合成基因簇的种类(A)和数量(B)对比分析
 Fig.1 Comparative analysis of types(A) and number(B) of secondary metabolite synthesis gene clusters of different trophic types of fungi



A, B: 单一次生代谢产物合成基因簇分布情况; C, D: 复合次生代谢产物合成基因簇分布情况。A, B: Distribution of single primary metabolite synthesis gene cluster; C, D: Compound secondary metabolite synthesis gene cluster distribution.

图 2 不同营养类型真菌中次生代谢产物合成基因簇的数量对比分析

Fig.2 Comparative analysis of types and quantities of secondary metabolite synthesis gene clusters in different trophic types of fungi

(图 2A)。对不同营养类型植物病原菌进行分析,结果显示,活体营养型植物病原菌中仅存在 T1PKS、terpene、NRPS 和 NRPS-like 基因簇,半活体营养型植物病原菌中存在的单一基因簇种类最多,其独特存在 betalactone、依赖 tRNA 的环二肽合成酶(CDPS)、铁载体(siderophore)和 III 型聚酮合酶(T3PKS)等基因簇(图 2B)。复合型基因簇存在较多的是 NRPS+T1PKS、T1PKS+NRPS、吲哚(indole)+T1PKS、T1PKS+indole、NRPS-like+T1PKS 和 T1PKS+NRPS-like,在半活体营养型、死体营养型病原菌和腐生真菌中存在(图 2C)。

此外,半活体营养型病原菌中存在 9 种独特的复合型基因簇,分别是 NRPS-like+terpene、NRPS+NRPS-like、NRPS+fungal-RiPP、NRPS+betalactone、NRPS-like+betalactone、betalactone+NRPS-like、indole+terpene、具有 POP 或 UstH 肽酶类型和修饰的真菌 RiPP(fungal-RiPP)+terpene 和 NRPS+T1PKS+fungal-RiPP;死体营养型病原菌中存在 6 种独特的复合型基因簇,分别是 NRPS+terpene、NRPS-like+NRPS、indole+NRPS+T1PKS、T3PKS+T1PKS、terpene+T1PKS+NRPS 和 T1PKS+NRPS-like+other;腐生真菌存在 2 种独特的复合型基因簇,分别是 T1PKS+NRPS+indole 和 NRPS+NRPS-like+indole(图 2D)。

2.3 不同营养类型植物病原菌中 NRPS 预测分析

对 17 个植物病原真菌的次生代谢产物 NRPS

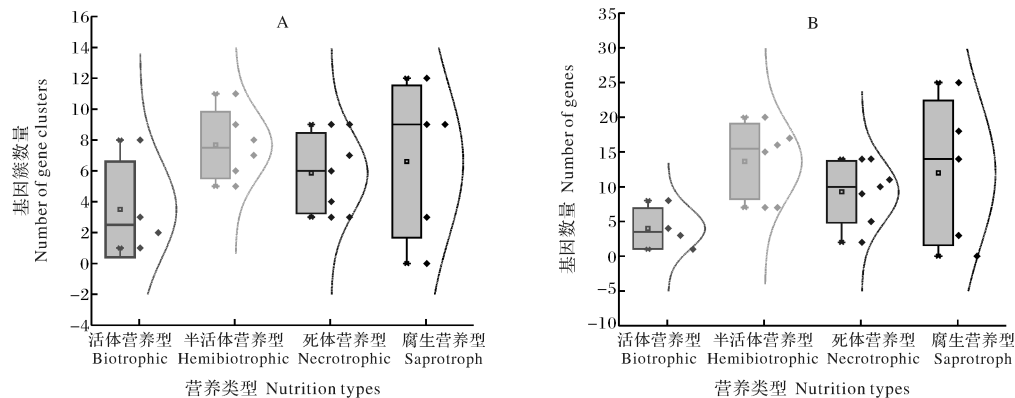
合成基因簇开展分析,结果发现半活体营养类型真菌中 NRPS 基因簇 5~11 个, NRPS 基因数为 7~20 个;死体营养类型真菌中 NRPS 基因簇数量 3~9 个, NRPS 基因数量 2~14 个;活体营养类型真菌中 NRPS 基因簇数量 1~3 个, NRPS 基因数量 1~8 个(图 3)。上述结果表明,半活体和死体营养型病原菌中 NRPS 基因簇数量及 NRPS 基因数量均高于活体营养型病原菌。

2.4 不同营养类型植物病原菌中 PKS 预测分析

对 17 个植物病原真菌的次生代谢产物 PKS 合成基因簇开展分析,结果发现半活体营养类型真菌中 PKS 基因簇数量有 5~27 个, PKS 基因数量 6~48 个,但 T3PKS 基因簇尚未预测出其基因组成情况;死体营养类型真菌中 PKS 基因簇数量 7~20 个, PKS 基因数量 7~40 个;活体营养类型真菌中 PKS 基因簇数量 0~1 个, PKS 基因数量 0~2 个(图 4)。上述结果表明,半活体和死体营养型病原菌中 PKS 基因簇数量及 PKS 基因数量均高于活体营养型病原菌。

2.5 不同营养类型植物病原菌中萜烯预测分析

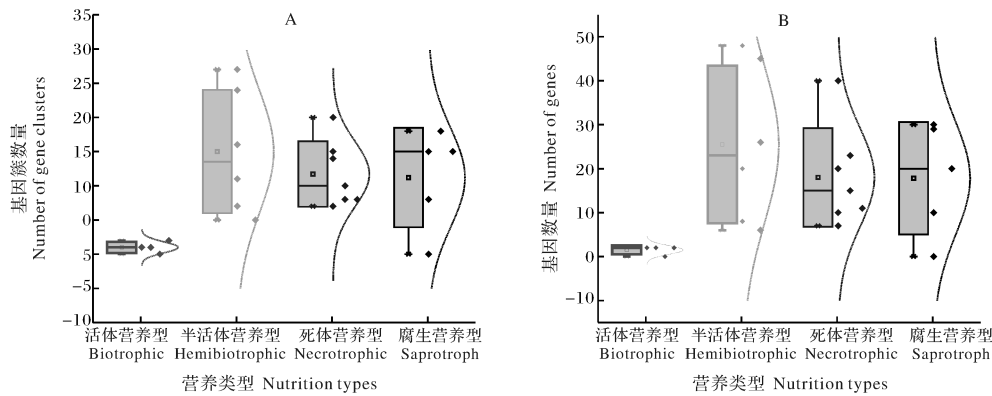
对 17 个植物病原真菌的次生代谢产物萜烯合成基因簇开展分析,结果发现半活体营养类型真菌中萜烯基因簇数量 3~12 个,死体营养类型真菌中萜烯基因簇数量 2~13 个,活体营养类型真菌中 PKS 基因簇数量 2~4 个(图 5)。上述结果表明,半活体和死体营养型病原菌中萜烯基因簇数量均高于活体营养型病原菌。



A: NRPS 基因簇的数量; B: NRPS 基因的数量。A: The number of NRPS gene cluster; B: The number of NRPS genes.

图 3 不同营养类型植物病原菌中所含有 NRPS 的数量对比分析

Fig.3 Comparative analysis of NRPS content in plant pathogenic bacteria of different nutrition types



A: PKS 基因簇的数量; B: PKS 基因的数量。A: The number of PKS gene clusters; B: The number of PKS genes.

图4 不同营养类型植物病原菌中所含有 PKS 的数量对比分析

Fig.4 Comparative analysis of PKS quantities in plant pathogenic bacteria of different nutrition types

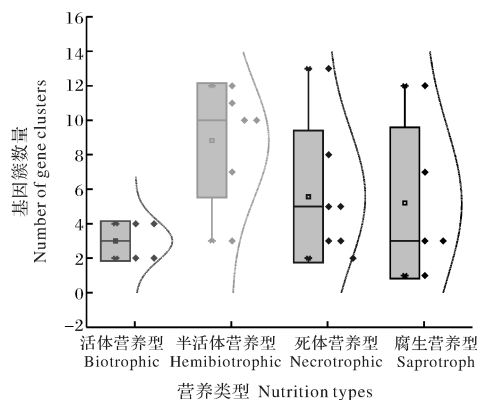


图5 不同营养类型植物病原菌中所含有萜烯基因簇的数量对比情况

Fig.5 The number of terpene gene clusters in plant pathogens with different nutrition types

3 讨论

对植物次生代谢基因簇的研究发现其参与合成苯并噁唑啉酮、生氰糖苷、生物碱和萜烯等化合物,与植物的生长发育有关,并参与植物的防御反应^[20]。前人对病原菌次生代谢产物基因的研究集中在 NRPS 基因和 PKS 基因,发现玉米小斑病菌^[15]、水稻胡麻斑病菌^[16]、拟南芥黑斑病菌^[16]、柑橘褐斑病菌和禾谷镰刀菌中的 *NPS6* 基因^[17]以及苹果树腐烂病菌 *NPS12* 基因均与致病性有关^[18]; 渐绿木霉^[21]、黄曲霉^[22]、大丽轮枝菌^[23]和球孢白僵菌^[5]的 PKS 基因与生长发育和侵染性有关。在植物与病原菌互作及病原菌损害植物的免疫防卫反应系统方面也有许多学者进行了相关研究。如赵中涛^[24]通过比较基因组的方法对 94 个真菌的糖类活性酶进行分析,发现植物病原菌中半活体营养型和

死体营养型真菌中糖类活性酶的种类和数量均高于活体营养型真菌;陈相永等^[25]通过植物病原真菌寄生性与分泌蛋白组及 CAZymes 的比较分析,发现半活体营养型和死体营养型真菌分泌蛋白占全基因组序列的比例高于活体营养型真菌,半活体营养型和死体营养型真菌的糖基水解酶家族 GH 和多糖裂解酶家族 PL 的数量均高于活体营养型真菌,且半活体营养型和死体营养型真菌参与植物细胞壁纤维素、木聚糖、果胶等成分降解的基因也高于活体营养型真菌。

本研究发现半活体和死体营养型病原菌次生代谢产物合成基因簇存在复合基因簇,而活体营养型病原菌中仅存在单一基因簇,但核盘菌在油菜上的营养类型是死体营养型,而在小麦上营养类型则是活体营养型^[26],由于寄主植物不同而引起其次生代谢产物合成基因簇是否存在差异性尚不清楚,有待进一步确认。此外,T3PKS 基因簇仅存在于半活体和死体营养型病原菌中,但未发现该基因簇的基因组成情况,其复合基因簇和 T3PKS 基因簇是否与非活体寄生有关有待进一步验证。同时,本研究对不同营养类型真菌的次生代谢产物合成基因簇进行对比分析,比较了 NRPS 基因簇、PKS 基因簇和萜烯基因簇在不同营养类型真菌中的分布。然而,对于植物病原真菌中的次生代谢产物研究特别是对于编码基因的功能尚不清楚,严重制约着人们对次生代谢产物在植物病原真菌侵染植物后所发挥的作用的认知,有待于今后开展相关生物学试验研究。

参考文献 References

- [1] 汪世华,刘阳. 真菌次级代谢的新时代[J]. 菌物学报,2020,39(3):471-476. WANG S H, LIU Y. A new era of fungal sec-

- ondary metabolism[J]. *Mycosystema*, 2020, 39(3): 471-476 (in Chinese with English abstract).
- [2] 雷红梅,赵沛基. 真菌次生代谢产物挖掘策略研究进展[J]. 中国科学:生命科学, 2019, 49(7): 865-873. LEI H M, ZHAO P J. Advances in research on mining fungal secondary metabolites[J]. *Scientia sinica vitae*, 2019, 49(7): 865-873 (in Chinese with English abstract).
- [3] 原晓龙,李桂凤,李云琴,等. 球孢白僵菌中与致病相关的 NRPS 基因的克隆与表达[J]. 西部林业科学, 2019, 48(6): 141-145. YUAN X L, LI G F, LI Y Q, et al. Cloning and expression analysis of NRPS gene related to pathogenicity from *Beauveria bassiana* [J]. *Journal of West China forestry science*, 2019, 48(6): 141-145 (in Chinese with English abstract).
- [4] 贾晓迪,李力. 真菌聚酮合酶及相关化合物的应用[J]. 精细与专用化学品, 2020, 28(5): 6-10. JIA X D, LI L. Fungal polyketide synthase and application of related compounds[J]. *Fine and specialty chemicals*, 2020, 28(5): 6-10 (in Chinese with English abstract).
- [5] 原晓龙,李云琴,王毅. 球孢白僵菌中聚酮合酶基因多样性分析[J]. 基因组学与应用生物学, 2020, 39(2): 606-613. YUAN X L, LI Y Q, WANG Y. Diversity analysis of polyketide synthase gene in *Beauveria bassiana* [J]. *Genomics and applied biology*, 2020, 39(2): 606-613 (in Chinese with English abstract).
- [6] 蒲语涵,刘欢,陈国参,等. 炭团木霉中非核糖体多肽基因 NRPS1 的功能研究[J/OL]. 微生物学报: 1-15 [2020-10-15]. <https://doi.org/10.13343/j.cnki.wsxb.20190625>. PU Y H, LIU H, CHEN G C, et al. Identification and functional study of NRPS1 in *Trichoderma hypoxylon* [J/OL]. *Acta microbiologica sinica*: 1-15 [2020-10-15]. <https://doi.org/10.13343/j.cnki.wsxb.20190625> (in Chinese with English abstract).
- [7] 魏小雅,刘欣,于宏伟,等. 微生物非核糖体多肽的合成基因簇挖掘及其合成研究进展[J/OL]. 中国抗生素杂志: 1-9 [2020-11-16]. <https://doi.org/10.13461/j.cnki.cja.006958>. WEI X Y, LIU X, YU H W, et al. Advances in biosynthetic gene clusters mining and biosynthesis of microbial non-ribosomal peptides [J/OL]. *Chinese journal of antibiotics*: 1-9 [2020-11-16]. <https://doi.org/10.13461/j.cnki.cja.006958> (in Chinese with English abstract).
- [8] 孙天拥. 细菌界次级代谢产物生物合成基因簇的基因组学注释和比较研究[D]. 济南: 山东大学, 2016. SUN T Y. Genomics annotation and comparative studies of secondary metabolite biosynthetic gene clusters of the Kingdom Bacteria [D]. Ji'nan: Shandong University, 2016 (in Chinese with English abstract).
- [9] 韩长志,许僊. 植物病原丝状真菌分泌蛋白及 CAZyme 的研究进展[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2017, 41(5): 152-160. HAN C Z, XU X. Advance in functional research of secreted protein and CAZymes in plant pathogenic filamentous fungus [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (natural sciences edition)*, 2017, 41(5): 152-160 (in Chinese with English abstract).
- [10] 韩长志,祝友朋. 希金斯炭疽菌中碳水化合物酶类蛋白的理化性质分析[J]. 华中农业大学学报, 2018, 37(3): 46-51. HAN C Z, ZHU Y P. Physicochemical properties of CAZymes protein in *Colletotrichum higginsianum* [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2018, 37(3): 46-51 (in Chinese with English abstract).
- [11] BLIN K, SHAW S, STEINKE K, et al. antiSMASH 5.0: updates to the secondary metabolite genome mining pipeline [J]. *Nucleic acids research*, 2019, 47: 81-87.
- [12] 郑宗明,顾晓波,俞海青,等. 非核糖体肽合成酶主要结构域的研究进展[J]. 中国抗生素杂志, 2005(2): 120-124. ZHENG Z M, GU X B, YU H Q, et al. Advances in main domains of non-ribosomal peptide synthetases [J]. *Chinese journal of antibiotics*, 2005(2): 120-124 (in Chinese with English abstract).
- [13] JOHNSON R D, JOHNSON L, ITOH Y, et al. Cloning and characterization of a cyclic peptide synthetase gene from *Alternaria alternata* apple pathotype whose product is involved in AM-toxin synthesis and pathogenicity [J]. *Molecular plant-microbe interactions*, 2000, 13(7): 742-753.
- [14] PANACCIONE D G, SCOTT-CRAIG J S, POCARD J A, et al. A cyclic peptide synthetase gene required for pathogenicity of the fungus *Cochliobolus carbonum* on maize [J]. *PNAS*, 1992, 89(14): 6590-6594.
- [15] LEE B N, KROKEN S, CHOU D Y, et al. Functional analysis of all nonribosomal peptide synthetases in *Cochliobolus heterostrophus* reveals a factor, NPS6, involved in virulence and resistance to oxidative stress [J]. *Eukaryotic cell*, 2005, 4(3): 545-555.
- [16] OIDE S, MOEDER W, KRASNOFF S, et al. NPS6, encoding a nonribosomal peptide synthetase involved in siderophore-mediated iron metabolism, is a conserved virulence determinant of plant pathogenic ascomycetes [J]. *The plant cell*, 2006, 18(10): 2836-2853.
- [17] CHEN L H, LIN C H, CHUNG K R. A nonribosomal peptide synthetase mediates siderophore production and virulence in the citrus fungal pathogen *Alternaria alternata* [J]. *Molecular plant pathology*, 2013, 14(5): 497-505.
- [18] 孙红云. 苹果树腐烂病菌 NRPS 基因 VmG10 的功能研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019. SUN H Y. The function of NRPS gene VmG10 in *Valsa mali* [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2019 (in Chinese with English abstract).
- [19] 马晨琛,李正鹏,戴青青,等. 苹果树腐烂病菌非核糖体多肽合成酶基因 VmNRPS12 的功能[J]. 微生物学报, 2016, 56(8): 1273-1281. MA C C, LI Z P, DAI Q Q, et al. The function of nonribosomal peptide synthetase gene VmNRPS12 of *Valsa mali* [J]. *Acta microbiologica sinica*, 2016, 56(8): 1273-1281 (in Chinese with English abstract).
- [20] 吕海舟,刘琬菁,何柳,等. 植物次生代谢基因簇研究进展[J]. 植物科学学报, 2017, 35(4): 609-610, 612-621. LYU H Z, LIU W J, HE L, et al. Advances on the study of gene clusters involved in plant secondary metabolism [J]. *Plant science journal*, 2017, 35(4): 609-610, 612-621 (in Chinese with English ab-

- tract).
- [21] 叶美金,郭海霞,杨财容,等.渐绿木霉基因组中 *PKS* 和 *NRPS* 基因的多样性分析[J].分子植物育种,2018,16(14):4607-4613. YE M J, GUO H X, YANG C R, et al. Analysis of *PKS* and *NRPS* gene diversity in *Trichoderma viridescens*[J]. Molecular plant breeding, 2018, 16(14):4607-4613 (in Chinese with English abstract).
- [22] 魏鹏霖,张鹏,李伟,等.黄曲霉分生孢子色素合成基因 *pks1* 的鉴定及其对生长发育和侵染性的影响[J].微生物学报,2019,59(5):965-977. WEI P L, ZHANG P, LI W, et al. Identification of conidial pigment synthetic gene *pks1* and its effect on development and pathogenicity in *Aspergillus flavus*[J]. Acta microbiologica sinica, 2019, 59(5):965-977 (in Chinese with English abstract).
- [23] 姚传飞,张昕,邓晟,等.大丽轮枝菌微菌核发育相关基因 *VdPKS* 的功能分析[J].江苏农业学报,2019,35(6):1299-1307. YAO C F, ZHANG X, DENG S, et al. Functional analysis of *VdPKS* related to microsclerotia development of *Verticillium dahliae*[J]. Jiangsu journal of agriculture science, 2019, 35(6):1299-1307 (in Chinese with English abstract).
- [24] 赵中涛.真菌生长发育和致病相关基因家族的比较和进化基因组学研究[D].杨凌:西北农林科技大学,2014. ZHAO Z T. Phylogenetic and comparative genomic analysis of fungal gene family related to fungal development and pathogenicity[D]. Yangling:Northwest A&F University, 2014 (in Chinese with English abstract).
- [25] 陈相永,陈捷胤,肖红利,等.植物病原真菌寄生性与分泌蛋白组 CAZymes 的比较分析[J].植物病理学报,2014,44(2):163-172. CHEN X Y, CHEN J Y, XIAO H L, et al. The comparative analysis of secreted CAZymes in phytopathogenic fungi with different lifestyle[J]. Acta phytopathologica sinica, 2014, 44(2):163-172 (in Chinese with English abstract).
- [26] TIAN B, XIE J, FU Y, et al. A cosmopolitan fungal pathogen of dicots adopts an endophytic lifestyle on cereal crops and protects them from major fungal diseases[J/OL]. The ISME journal, 2020. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-00744-6>.

Differences in gene clusters of synthesizing secondary metabolites of plant pathogenic fungi with different nutritional types

ZHU Youpeng, HAN Changzhi

The Yunnan Province Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control, College of Biodiversity Conservation, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

Abstract Twenty-two fungi with whole genome sequence published and the antiSMASH database were used to classify and annotate the gene clusters of synthesizing secondary metabolites of plant pathogenic fungi with different nutritional types in order to clarify the role of secondary metabolites of plant pathogenic fungi with different nutritional types in infecting plants and the differences in gene clusters. The results showed that the type and number of gene clusters of synthesizing secondary metabolites of hemi-biotrophs and necrotrophs fungi were higher than that of biotrophs fungi. The results of further analyzing the gene clusters of synthesizing secondary metabolites of non-ribosomal peptide synthetase, polyketide synthase and terpene showed that the number of *NRPS* gene clusters, *PKS* gene clusters and terpene gene clusters in hemi-biotrophs and necrotrophs pathogenic fungi were higher than that in biotrophs pathogenic fungi as well. It will provide an important theoretical basis for further analyzing the function of the gene cluster of synthesizing secondary metabolites of different trophic types of fungi and identifying new drug targets. Analyzing the gene clusters of synthesizing secondary metabolites in fungi and clarifying the differences in gene clusters of synthesizing secondary metabolites of different nutrition types of fungi is conducive to the better development of medicaments for preventing and controlling novel action targets of plant diseases.

Keywords plant pathogenic fungi; nutrition types; gene clusters of synthesizing secondary metabolites; immune defense response

(责任编辑:张志钰)